植 物 分 类 学 报 30(4):320—330(1992)
Acta Phytotaxonomica Sinica

# 苔藓植物光合作用荧光光谱和动力学荧光的比较

施定基　吴鹏程　仇媛媛　汪楣芝
(中国科学院植物研究所，北京 100044)

# COMPARATIVE STUDIES ON PHOTOSYNTHETIC FLUORESCENCE SPECTRA AND FLUORESCENCE KINETICS OF BRYOPHYTES

SHI DING-JI, WU PAN-CHENG, QIU YUAN-YUAN AND WANG MEI-ZHI
(*Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing* 100044)

**Abstract** Bryophytes are the transitional forms from water habitants to terrestrials, however, there have been only a few works on their photosynthesis. It was the first time to study on photosynthetic fluorescence spectra and fluorescence kinetics of primitive and advanced species comparatively. Both the primitive and advanced ones had the same fluorescence spectra at room temperature, which contained two maximum emissions: $F_{686-690}$ from the Photosystem II and $F_{736-740}$ from the Photosystem I. And then, there were three maximum emissions in the fluorescence spectra at 77K: $F_{687-689}$ and $F_{697-699}$ from Photosystem II, and $F_{723-734}$ from Photosystem I. The first two maximum emissions were the same for both the primitive and advanced species. According to the third maximum emission the bryophytes under study fell into two categories: The first one possessing the maximum emission around 725 nm, including *Ditrichum flexicaule*, *Didymodon icmadophyllum*, *Didymodon rigidicaulis*, *Aloina obliquifolia*, *Plagiomnium confertidens* and *Marchantia polymorpha*, which were primitive mosses and advanced liverwort. The second one possessing the maximum emission around 732 nm, including *Thuidium delicatulum*, *Pylaisia brotheri*, *Myuroclada maximowiczii*, *Taxiphyllum taxirameum*, *Gollania neckerella*, *Eurohypnum leptothallum*, which were advanced mosses, and the primitive one *Plagiomnium rostratum*. The characteristics of fluorescence spectra implied that the Photosystem II was conservative and

本研究得到中国科学院系统与进化植物学开放实验室和中国科学院重大项目基金的资助。并得到汤佩松教授和阎隆飞教授的关心和指导;谭 军、张 群、冯丽洁和张国铮同志参加了测定荧光光谱的技术工作。谨此致谢。
1990.03.12 收稿。

Photosystem I was changeable during bryophyte evolution. The primitive mosses possess mainly the PSI core complex (CPI) and then the advanced species contain both CPI and LHC-I. In analysis of photosynthetic fluorescence kinetics, $\frac{F_v}{F_c+F_v}$ is a measure of the activity of the Photosystem II; $\frac{F_v}{F_m}$ is dependent on efficiency of primary photoconversion in the Photosystem II; $\frac{F_m}{F_o+F_v}$ is related to photosynthetic carbon assimilation; and $\frac{F_d}{F_s}$ is a measure of the potential photosynthetic quantum conversion. The fluorescence kinetics of the bryophyte photosynthesis showed that the Photosystem II activity, the efficieiency of primary photoconversion in Photosystem II, the photosynthetic carbon assimilation and the efficiency of the potential photosynthetic quantum conversion in primitive species, such as *Ditrichum flexicaule*, *Didymodon icmadophyllus*, *D. rigidicaulis*, *Plagiomnium rostratum* and the liverwort *Marchantia polymorpha*, were lower than those in the advanced species, *Myuroclada maximowiczii*, *Pylaisia brotheri*, *Gollania neckerella* *Taxiphyllum taxirameum*, *Thuidium delicatulum*. However, the primitive *Plagiomnium confertidens* was of the high activities and efficiencies and the advanced *Eurohypnum leptothallum* was of low ones. It seemed that *P. confertidens* and *E. leptothallum* were an intermediate from the primitive to the advanced.

**Key words** Bryophytes; Photosynthetic fluorescence spectrum; Fluorescence kinetics; Photosynthesis evolution; Photosystem I Core complex and antenna complex; Photosystem II

**摘要** 本文首次比较了光合作用的荧光光谱和荧光动力学在苔藓植物的原始种类和进化种类之间的异同。原始的和进化的苔藓植物具有发射波长相同的室温荧光光谱，其发射高峰位于686—690 nm（来自光系统II）和736—740 nm（来自光系统I）。而它们的低温（77K）荧光光谱有三个发射峰：$F_{687-689}$和$F_{697-699}$来自光系统II，$F_{723-734}$来自光系统I。前两个峰在原始的和进化的种类中基本相同。按第三个发射峰可把被测的苔藓植物分为两组：发射峰在725 nm左右的有细牛毛藓、长肋对齿藓、对齿藓、斜叶芦荟藓、密集匐灯藓和地钱，它们是较原始的藓类和较进化的苔类；发射峰在732 nm左右的有细枝羽藓、东亚金灰藓、鼠尾藓、鳞叶藓、粗枝藓和美灰藓等较进化的藓类，也有较原始的钝叶匐灯藓。已知光系统I核心复合物CPI的77K荧光发射峰在722 nm，而CPI a（核心复合物与外周天线复合物）和LHC-I（外周天线复合物）的发射峰在730 nm。这说明在苔藓植物进化过程中，光系统II比较保守；而光系统I有所变化，原始的藓类主要含有光系统I核心复合物，而较进化的藓类才含有较完善的外周天线复合物。光合作用荧光动力学分析表明，在原始藓类和地钱中具有较低的光系统II活性、光系统II的原初光能转换效率、光合碳同化和潜在的光合量子转换效率；而较进化的具有较高的活性和效率。但是，原始的密集匐灯藓也具有较高的活性和效率，而进化的美灰藓却具有较低的活性和效率。这可能表明这两种植物是由原始向进化发展过程

中的中间类型。
**关键词** 苔藓植物；荧光发射光谱；荧光动力学；光合作用进化；光系统I的核心复合物和外周天线色素复合物；光系统II

苔藓植物是介于藻类和蕨类之间的高等植物类群，又是由水生方式向陆生方式过渡的类群，这种进化上的特点表现在它的各种结构及其功能上(吴鹏程等 1975；胡人亮 1987；徐仁 1980)。光合作用是绿色植物的主要特征，在植物界发生和发展过程中，光合过程和光合器结构也在进化(施定基 1977；施定基等 1983；曾呈奎等 1983)。虽然人们对藻类和种子植物的光合作用已经进行了许多研究，但是对苔藓植物的光合作用了解极少，只限于特殊地区和少数种类(Kallio 1975；Papageorgioa 1975)。对苔藓植物的光合过程和光合器结构进行比较研究，不仅有助于理解光合作用的进化和阐明植物界的系统进化规律，而且也有助于开发这类广泛存在的植物类群。

室温和低温(77K)荧光光谱和动力学荧光分析可反映光合作用中的光能分配、电子传递和光能转换效率；这些分析已能用完整叶片和完整细胞进行，因此已日益成为研究光合作用的重要技术(Kuang et al. 1984；Schreiber 1983)。本研究选择了一些被认为处于不同进化程度的苔藓植物种类作比较研究，以探索苔藓植物的光合作用特性及其在进化过程中的变化。

## 材料和方法

1. 材料：细牛毛藓 *Ditrichum flexicaule* (Schwaegr.) Hamp.、长肋对齿藓 *Didymodon icmadophyllus* (Schimp. ex C.Müll.) Saito、密集匍灯藓 *Plagiomnium confertidens* (Lindb.et Arn.) T.Kop.、细枝羽藓 *Thuidium delicatulum* (Hedw.) Mitt.、东亚金灰藓 *Pylaisia brotheri* Besch、鼠尾藓 *Myuroclada maximowiczii* (Borszcz.) Steere et Schof.、鳞叶藓 *Taxiphyllum taxirameum* (Mitt.) Fleisch 和地钱 *Marchantia polymorpha* L.，采自河北省小五台山、海拔 1000 — 2000 米处。取回实验室后，这些材料连土一起放在培养皿中，用烧杯覆盖，置于 15℃ 的照光培养箱中，经常用 Knop 培养液维持湿润。对齿藓 *Didymodon rigidicaulis* (C.Müll.) Saito、斜叶芦荟藓 *Aloina obliquifolia* (C.Müll.)Broth.、钝叶匍灯藓 *Plagiomnium rostratum* (Schrad)T.Kop.、粗枝藓 *Gollania neckerella* (C.Müll.)Broth.、和美灰藓 *Eurohypnum leptothallum* (C.Müll.)Ando，采自陕西省秦岭南坡海拔 1000 多米处。这些材料自十月份后置于实验室北面窗台，温度在 15℃ 左右，也用Knop 培养液维持湿润。

2. 测定方法：室温和低温(77K)荧光发射光谱用日立 MPF－4 型荧光分光光度计测定(施定基等 1983)。动力学荧光用双调制动力学分光光度计，在室温下进行(Martin et al. 1982)。激发光用 480 nm 和 436 nm。室温下测定时把植物材料的叶片或枝条铺在有机玻璃片上；低温下测定时把上述材料塞进直径为 2mm 的低温玻璃管中，然后插入仪器的液氮杜瓦瓶中。叶绿素 a 和 b 用 80% 丙酮萃取后，用岛津 uv－190 型双光束分光光度计测定 663 nm 和 645 nm 的吸收，再按公式计算(Arnon 1949)。

# 结 果 和 讨 论

## (一) 室温和低温荧光发射光谱

图 1a — m 是 13 种苔藓植物的室温和低温 (77K) 荧光发射光谱。用虚线表示的是

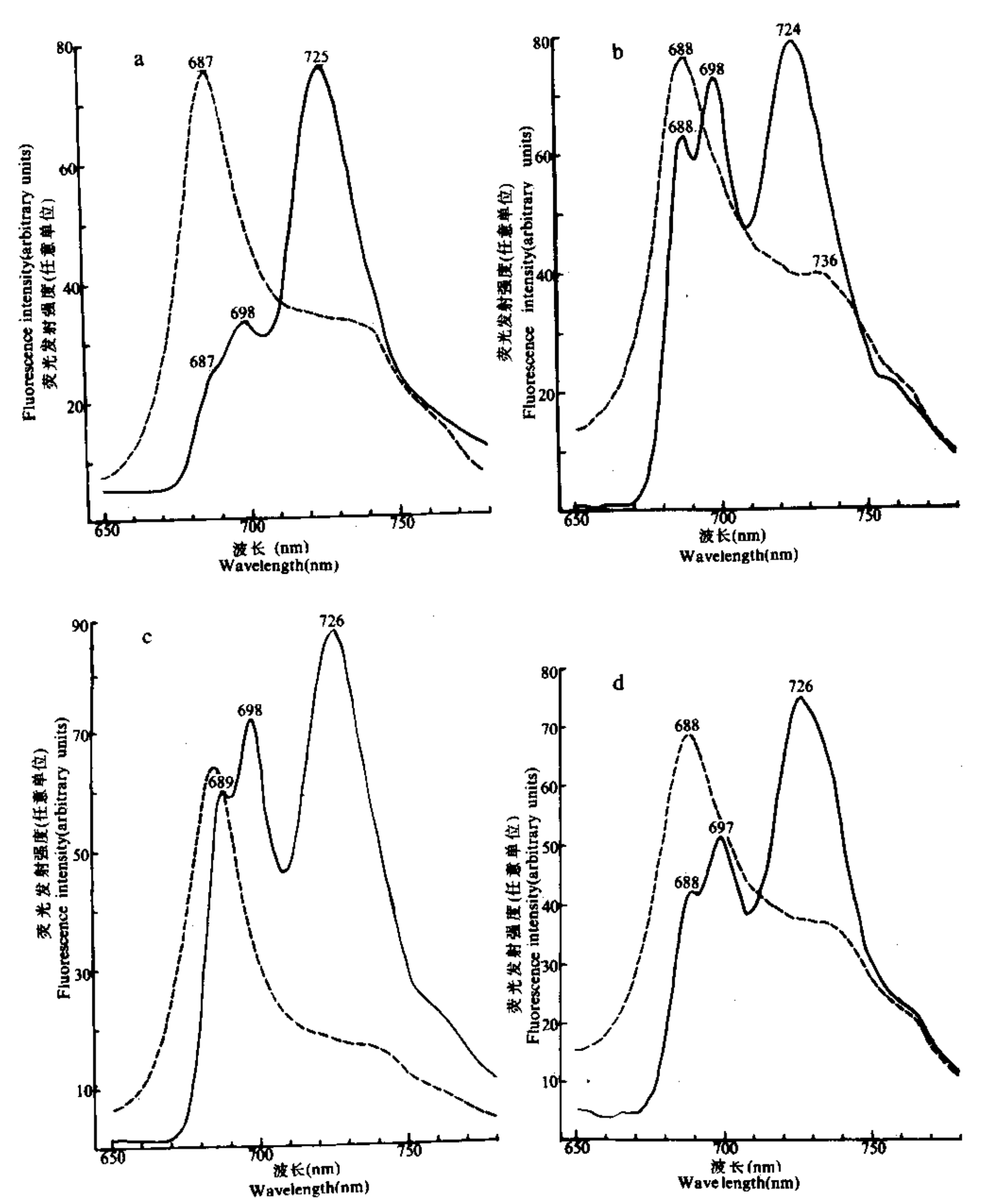
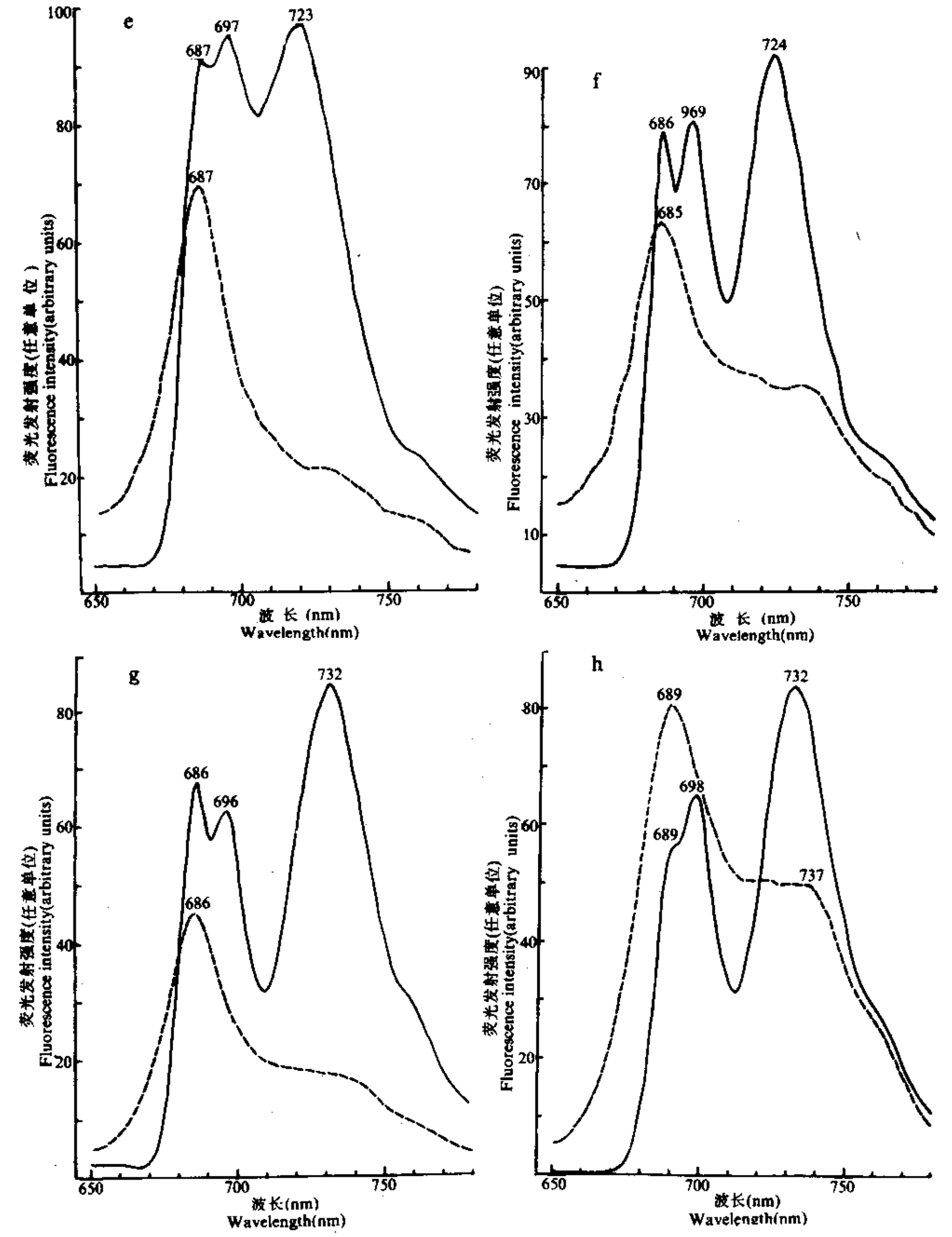



图1　苔藓植物的室温和低温 (77K) 荧光发射光谱。虚线表示室温荧光光谱，实线表示低温荧光光谱。激发光为 480nm。 a. 地钱；b. 细牛毛藓；c. 长肋对齿藓；d. 对齿藓。

Fig. 1　The fluorescence emission spectra of bryophytes in room temperature (– – – –) and 77K (———). Excitation at 480nm.

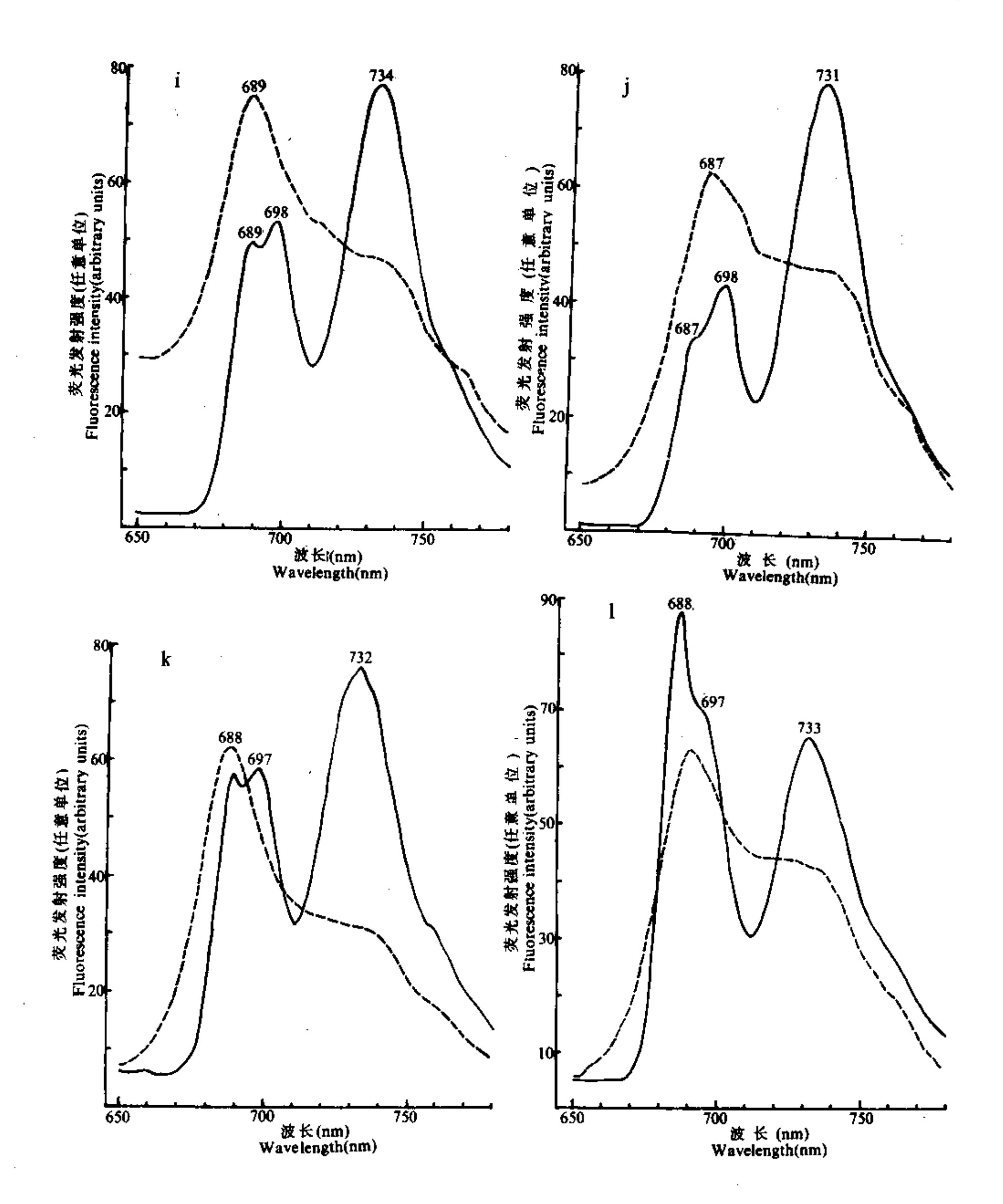
a. *Marchantia polymorpha*; b. *Ditrichum flexicaule*; c. *Didymodon icmadophyllus*; d. *D. rigidicaulis*.

室温荧光光谱，在这些光谱中都有两个高峰：较高的峰位于686—690nm，它来自光系统II(Lovorel et al.1977；Martin et al.1982)；较低的峰位于736—740nm，它来自光系统I。比较这13种苔藓植物的室温荧光发射光谱，在发射峰的波长上无明显的区别。图中的实线表示低温荧光发射光谱，这些光谱都含有三个发射高峰：第1个峰($F_{687}$)位于687—689nm，第2个峰($F_{697}$)位于697—699 nm，这两部分荧光都来



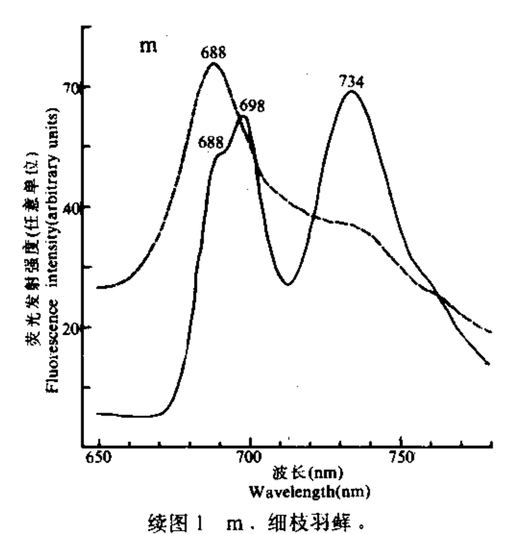

续图1 e. 斜叶芦荟藓；f. 密集匍灯藓；g. 钝叶匍灯藓；h. 美灰藓。
Continued from fig.1 e. *Aloina obliquifolia*; f. *Plagiomnium confertidens*; g. *P.rostratum*; h. *Eurohypnum leptothallum*.

自光系统 II。 在这 13 种苔藓植物中，这两部分发射峰的波长差别不大。 第 3 个峰($F_{723-734}$) 位于 723 — 734 nm，它来自光系统 I。 它的发射峰波长在这 13 种被测植物中有较明显的差异。 根据这种差异，可把这些植物分为两类：第一类植物的发射峰都在 725 nm 左右，如细牛毛藓、对齿藓、反叶扭口藓、斜叶芦荟藓、密集匍灯藓




续图 1　i. 鼠尾藓；j. 粗枝藓；k. 东亚金灰藓；l. 鳞叶藓。

Continued from fig.1　i. *Myuroclada maximowiczii*; j. *Gollania neckerella*; k. *Pylaisia brotheri*; l. *Taxiphyllum taxirameum*.




续图 1 m. 细枝羽藓。

Continued froin fig.1 m. *Thuidium delicatulum*.

和地钱。 它们都是较原始的藓类，也有较进化的地钱。 第二类植物的发射峰在 732 nm 左右，如细枝羽藓、东亚金灰藓、鼠尾藓、鳞叶藓、粗枝藓、美灰藓等在系统发生上属于比较进化的藓类，也有比较原始的类型如钝叶匍灯藓。

上述低温荧光发射光谱的差异，可能反映了苔藓植物的光合器的结构与功能在进化过程中的变化。$F_{687}$ 和 $F_{697}$ 在原始的和进化的苔藓植物中差别不大，这可能表明光系统 II 色素状态在进化中比较保守，而 $F_{723-734}$ 在进化中发生了明显的红移，可能反映了苔藓植物的光系统 I 较易变化。

那么上述光系统 I 荧光发射波长红移的原因是什么呢？ 对这些植物作叶绿素分析的结果表明:它们的叶绿素 a/b 比值一般比被子植物的低，这些植物的叶绿素 a/b 比值也有较大的变化。 但是这种变化与生长环境关系较密切，而与这些植物的进化程度似乎无关。 上述发生光系统 I 荧光红移的较原始的藓类多生活在较潮湿的环境中，这种红移是否与这种环境有关呢? 看来也不是。 细牛毛藓和地钱也生长在潮湿的环境中，但未发生红移；而发生了红移的粗枝藓和美灰藓有时却能生活在比较干旱的环境中。 低温荧光光谱反映了光合作用中的光能分配，光谱中峰的波长也说明了色素的状态，而叶绿素的活体状态又取决于与蛋白质的关系。由上述讨论可见，苔藓植物从原始类型发展到进化类型，其光系统 I 荧光发生红移不像是色素成分的简单变化，也不像环境直接影响的结果，而可能是光合膜上叶绿素蛋白复合体上的差异。 Kuang 等(1984)指出，从豌豆 *Pisum vativum* 叶绿体中分离出的光系统 I 核心复合物(CPI)，其 77K 荧光发射峰在 722 nm，CPIa 的发射峰在 729 nm，捕光色素 -I(LHC-I)的发射峰在 729 — 730 nm。 Valanne 等(1982)已证明，藓类叶绿体中的叶绿素蛋白质复合体与其他高等植物相同。因此有可能推论，这种光系统 I 荧光的红移反映了原始类型苔藓植物的光系统I荧光主要来自光系统I核心复合物CPI,而进化类型的主要来自 CPIa 和 LHC-I。这也就是说，在苔藓植物进化过程中，光合膜的光系统 I 部分先形成了核心复合物，然后才发展 CPIa 和 LHC-I。

(二) 动力学荧光

图 2(a— l) 是 12 种苔藓植物的室温荧光动力学曲线。 这些荧光曲线都由 4 部分组成：第一部分是固定荧光 $F_0$。 这是由于弱激发光使光系统 II 天线色素发射出的荧光，使曲线上升到 O 点(图 2a)。 这时荧光强度取决于光系统 II 色素间的最初激子密度，也依赖于影响天线色素之间及天线色素到光系统II反应中心的激发能传递的结构状态，它反映了被测系统的叶绿素量。 第二部分是 P 峰。 这是在再叠加一束能引起光化学反应的饱和光后，使光系统 II 反应中心关闭(即光系统 II 的原初电子受体 $Q_A$ 还原成 $Q_A^-$)，就使荧光曲线上升到 P 点(图 2a)。从O 点升高到 P点，这段增高通常

称为可变荧光 $F_v$。第三部分是从 P 点急剧下降到 S，立刻又上升到 M（图 2a）。这部分荧光变化可能与光合碳代谢有关。接着 M 峰缓慢地下降到 T，这是第四部分。根据上述光合作用动力学荧光的性质，可以得到四方面的数据：$\frac{F_v}{F_o+F_v}$ 表示光系统 II 的活性；$\frac{F_v}{F_m}$ 表示光系统 II 原初光能转化效率；$\frac{F_m}{F_o+F_v}$ 表示光合碳代谢的特征；$\frac{F_d}{F_s}$ 表示潜在的光合作用量子转化效率。$F_d$ 和 $F_s$ 的测量见图 2a 所示。所测 12 种苔藓植物的这四方面数据列于表 1。

从表 1 可见，原始的藓类及地钱的光系统 II 活性较低，光系统 II 原初光能转化

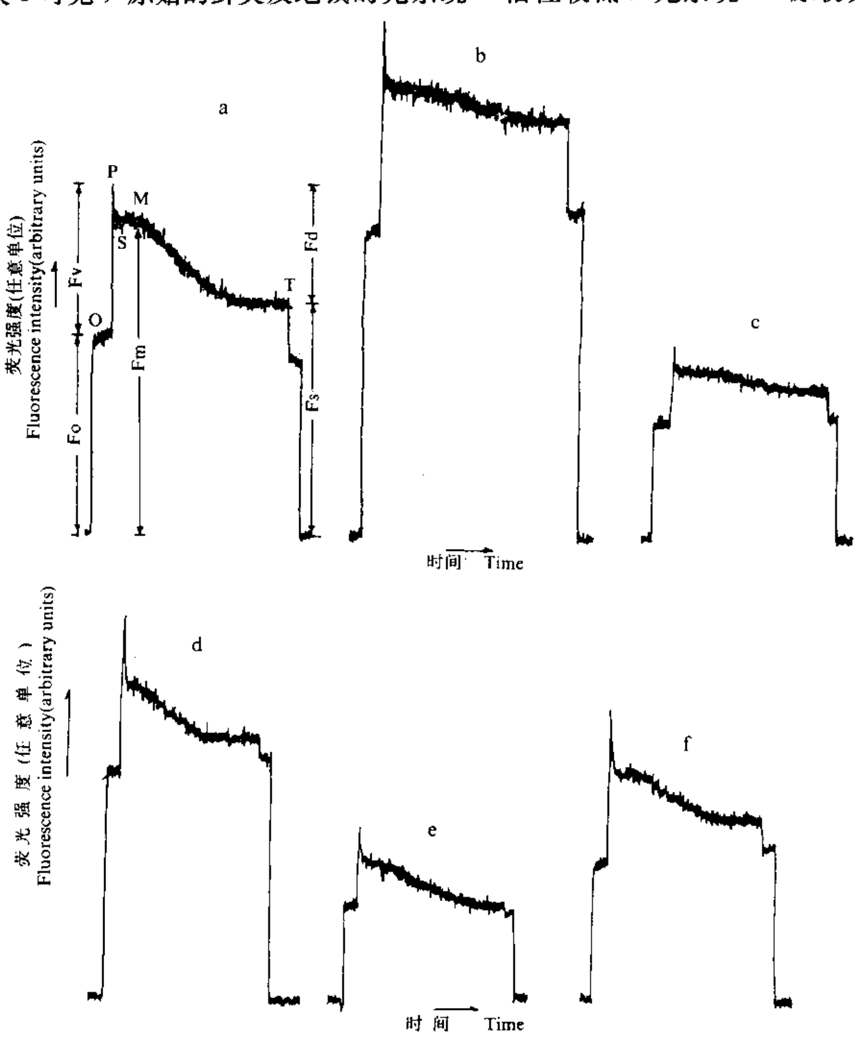
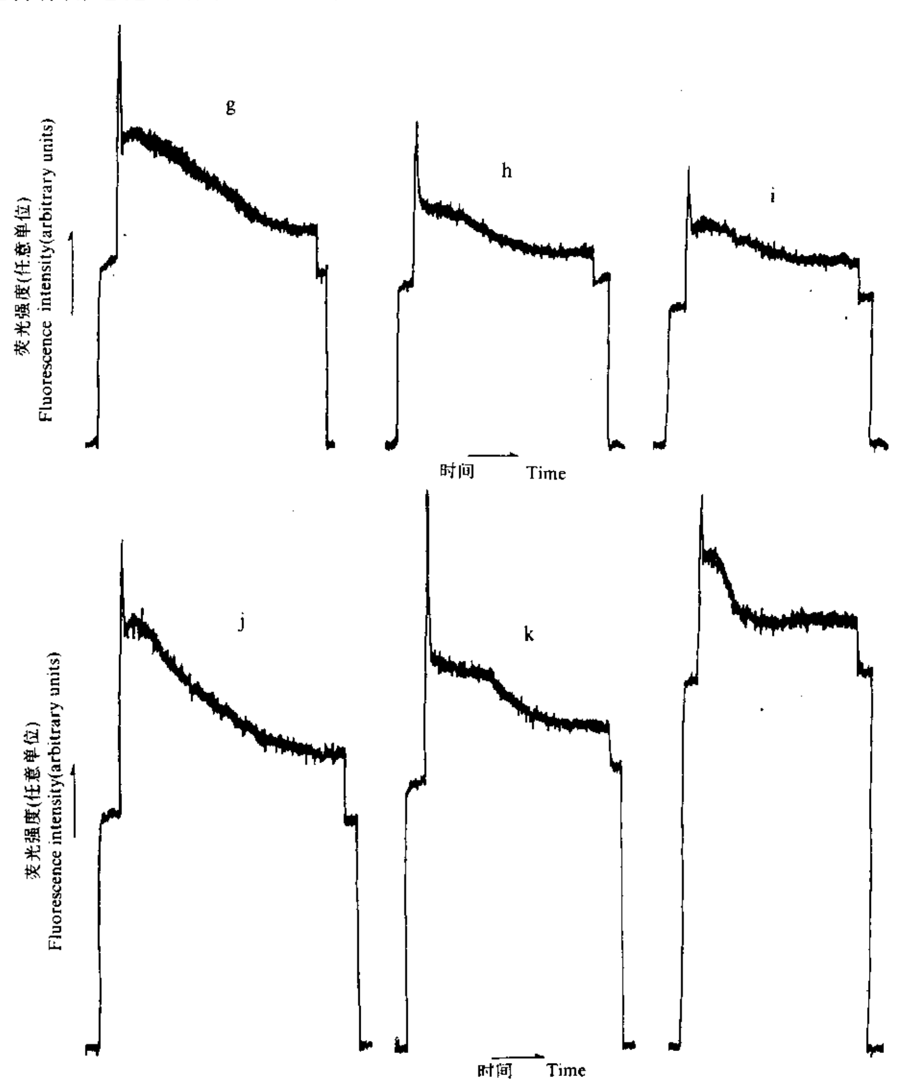



图 2　苔藓植物的室温动力学荧光曲线。曲线的解释见正文。a. 地钱；b. 细牛毛藓；c. 长肋对齿藓；d. 对齿藓；e. 钝叶匍灯藓；f. 密集走灯藓。

Fig.2　The kinetics fluorescence of bryophytes in room temperature. Details see the text. a. *Marchantia polymopha*; b. *Ditrichum flexicaule*; c. *Didymodon icmadophyllus*; d. *Didymodon rigidicaulis*; e. *Plagiomnium rostratum*; f. *Plagiomnium confertidens*.

效率较低，光合碳代谢活性及潜在的光合作用量子转化效率也较低。而比较进化的鼠尾藓、东亚金灰藓、粗枝藓、鳞叶藓和细枝羽藓的上述指标均较高，这与目前苔藓植物的系统位置是一致的。通常代表光合作用光化学活性及光合生理状态的荧光动力学各项参数易受环境因素或自身生长发育的影响。为了分析其是否也受系统发育的影响，我们把被测材料置于同样的培养条件下，并选用不同生长期的叶片混合测定。虽然这些植物采集后分别置于光照培养箱和窗台上，温度条件相似而光照条件不同，但是在测定前它们的预处理条件相同。这样，也许消除了环境因素的影响。

与水裂解放氧有关的光系统 II 在植物界系统发生过程中并不是一开始就出现的，这是光合作用进化的结果。上述实验结果表明，当光系统 II 出现后，可能还有一个




续图 2 g. 细枝羽藓；h. 东亚金灰藓；i. 鼠尾藓；j. 鳞叶藓；k. 粗枝藓；l. 美灰藓。
Continued from fig.2 g. *Thuidium delicatulum*; h. *Pylaisia brotheri*; i. *Myuroclada maximowiczii*; j. *Taxiphyllum taxirameum*; k. *Gollania neckerella*; l. *Eurohypnum leptothallum*.

表 1　苔藓植物光合作用的荧光动力学分析

Table 1. The fluorescence kinetic analysis of photosynthesis in the bryophytes

| 种 类 Species | $\frac{F_v}{F_o+F_v}$ | $\frac{F_v}{F_m}$ | $\frac{F_m}{F_o+F_v}$ | $\frac{F_d}{F_s}$ |
|---|---|---|---|---|
| 地 钱 *Marchantia polymorpha* | 0.447 | 0.494 | 0.904 | 0.516 |
| 细牛毛藓 *Ditrichum flexicaule* | 0.414 | 0.475 | 0.871 | 0.261 |
| 长肋对齿藓 *Didymodon icmadophyllus* | 0.404 | 0.467 | 0.865 | 0.268 |
| 对齿藓 *Didymodon riqidicaulis* | 0.408 | 0.488 | 0.835 | 0.431 |
| 钝叶匍灯藓 *Plagiomnium rostratum* | 0.458 | 0.564 | 0.813 | 0.778 |
| 密集匍灯藓 *Plagiomnium confertidens* | 0.538 | 0.689 | 0.782 | 0.625 |
| 美 灰 藓 *Eurohypnum leptothallum* | 0.340 | 0.375 | 0.907 | 0.509 |
| 鼠 尾 藓 *Myuroclada maximowiczii* | 0.506 | 0.650 | 0.779 | 0.540 |
| 东亚金灰藓 *Pylaisia brotheri* | 0.511 | 0.703 | 0.727 | 0.692 |
| 粗 枝 藓 *Gollania neckerella* | 0.527 | 0.713 | 0.715 | 0.722 |
| 鳞 叶 藓 *Taxiphyllum taxieameum* | 0.540 | 0.643 | 0.839 | 0.691 |
| 细枝羽藓 *Thuidium delicatulum* | 0.570 | 0.789 | 0.715 | 1.17 |

其活性从低向高发展和光能转化效率逐步提高的过程。由于光合碳代谢所需要的同化能力来自光化学过程，因此光系统 II 活性的提高，有助于光合碳代谢活性的提高。这种光合作用进化上的特点尚未在种子植物中发现过，这可能反映了光合作用进化的重点在不同植物中是有区别的。例如，在被子植物中光合作用的进化可能主要在光合碳代谢方面，有四碳途径和其他适应途径出现；而在低等植物藻类中，光合作用的进化主要在色素系统。苔藓植物处于从藻类向蕨类、种子植物的进化途中，其光合进化不仅在光系统 I 的逐步完善，也表现在光系统 II 活性和效率上的提高。

当然，本研究所涉及的苔藓植物种类很有限，虽然得到了上述一些结果，但还只是初步的。在苔类植物中，本文只选用了地钱一种。虽然地钱的动力学荧光表明它与原始的藓类植物具有相似的光合作用特点，反映了苔类植物的分化不如藓类植物完善的进化状况，但为了阐明苔类植物光合作用的特点，尚需作更多的工作。密集匍灯藓的动力学荧光分析表明，虽然通常认为这种植物比较原始，但是它却具有比较进化的特征。与它同属的钝叶匍灯藓也部分地具有这种特征。这是否可解释为这属植物处于从原始向进化过渡？美灰藓的低温荧光发射光谱表明它有进化的特征，而它的动力学荧光反映了它有原始的特征，这表明它似乎也是过渡类型。这些都尚待进一步验证。

现有的陆生高等植物中，苔藓植物的结构最为简单。由于尚未找到苔藓和蕨类植物之间有直接的亲缘关系，苔藓植物被认为是植物界演化过程中的一个旁支。对于这

一类以配子体占优势、生态类型多变异的植物，它们的光合作用可能有其自身的特点，而关于它们的光合作用荧光光谱的研究还极少。本文初步探索了苔藓植物光合作用的荧光变化，并初步分析到这些荧光特性的变化与系统发生有一定的联系。但是如何正确理解苔藓植物的低温荧光光谱和动力学荧光的生理意义，为什么较原始类型和较进化类型的苔藓植物之间会出现这些差异，这些荧光光谱特点在其他苔藓植物中是否具有普遍性等，尚待进一步研究。

## 参 考 文 献


[1] 吴鹏程、罗健馨，1975：苔藓植物的研究概况。植物分类学报，**13**(1)：131—136。

[2] 胡人亮，1987：苔藓植物学。高等教育出版社，北京。1—465页。

[3] 徐 仁，1980：生物史(二)，植物的发展。科学出版社，北京。

[4] 施定基、王起华、徐 黎，1983：满江红鱼腥藻(Anabaena azollae)对光能的吸收和传递。植物学集刊，1：207—215。

[5] 曾呈奎、周百成，1983：光合生物的进化«进化论选集»(纪念达尔文逝世一百周年学术讨论会论文选编)。科学出版社，北京。34—43页。

[6] 黎尚豪，1980：从藻类系统发育的观点看光合作用的演化过程、光合作用的研究发展，第二集。中国科学院植物生理研究所和植物研究所主编。科学出版社，北京。

[7] Arnon, D. I. 1949: Copper enzymes in isolated chloroplasts Polyphenol oxidase in Beta vulgaris. *Plant physiol*. 24: 1—15.

[8] Kallio, P. and Karenlampi, L. 1975: Photosynthesis in mosses and lichens. In Cooper J.P.(ed.): Photosynthesis and Productivity in Different Environments. Cambridge University Press, Cambridge. 393—423.

[9] Kuang, T.-Y., Argyroudi-AKoyunoglou, S. H., Nakatani, H.Y., Watson, J. & Arntzen, C. J. 1984: The origin of the long-wavelength fluorescence emission band (77K) from photosystem I. *Arch. Biochem. Biophys*. 235: 618-627.

[10] Krause, G. H. and Weis, E. 1984: Chlorophyll/fluorescence as a tool in Plant Physiology II Interpretation of fluorescence signals photosynthesis Research 5: 139—157.

[11] Lavorel, J. and Etienue, A. L. 1977: In vivo chlorophyll fluorescence in Primary Processes of Photosynthesis. Elserier/North-Hollond Biomedical Press. 203—268.

[12] Lichtenthaler, H.K., Burgstahler, R., Buschmann, C., Meier, D., Prenzel, U. and Schonthal, A., 1983: Effect of high light and low light stress on composition, function and structure of the photosynthetic apparatus. In R. Marcelle et al. (eds): Effects of stress on photosynthesis. Martinus Nijhoff/Dr. W. Jank Publishers. 353—370.

[13] Martin, C. E. & Churchill, S. P. 1982: Chlorophyll concentrations and a/b rations in mosses from exposed and sheltered habitats. *Kansas. J. Bryol*. **12**: 297.

[14] Papageorgioa, G. 1975: Chlorophyll fluorescence: an intrinsic probe of photosynthesis. In Govindjee (ed.): Bioenergetics of photosynthesis. Academic Press, New York. 319—371.

[15] Schreiber, U. 1983: Chlorophyll fluorescence yield changes as a tool in plant physiology (1). The measuring system. *Photosynthesis Research*, **4**: 361—373.

[16] Schuster, R. M. (ed.), 1983: New Manual of Bryology Vol.I. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, Miyazaki, Japan.

[17] Sivak, M. N. and Walker, D. A. 1986: Summing-up measuring photosynthesis in vivo. In Marcells, R. et. al. (eds): Biological control of Photosynthesis. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrochi, Netherlands. **19**: 1—31.

[18] Valanne, N., Aro, E-M, and Niemi, H. 1982: Photosynthetic apparatus of Ceratodon purpureus. *J. Hattori. Bot. Lab*. **53**: 171—179.